УДК 595.121:57.06

# О ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЕ НАДСЕМЕЙСТВА ECHINOCOTYLOIDEA (CESTODA, CYCLOPHYLLIDEA)

#### А. А. Спасский

Институт зоологии АНРМ, ул. Академическая, 1, Кишинев, 277028 Молдова

Получено 1 марта 2002

О таксономической структуре надсемейства Echinocotyloidea (Cestoda, Cyclophyllidea). Спасский А. А. — Восстановленное нами семейство Echinocotylidae Ariola, 1899 входит в состав одноименного надсемейства, включающего также семейства Confluariidae Spassky, fam. n., Diorchidae, Diploposthidae, Fuhrmanacanthidae Spassky, fam. n. и трибы Anatinellini, Laricanthini Spassky, trib. n. Все они — вторичные амфибионты, а члены семейств Hymenolepididae и Oligorchidae — первичные атмобионты. Проведен анализ предполагаемых таксономических и экологических связей компонентов семейства Echinocotylidae. Особое внимание уделяется семейству Confluariidae, fam. n., в составе которого выявляются роды Confluaria, Colymbilepis, Enclosaria, gen. n. Выделяются новые типы ларвоцист — конфлуароциста (типовой вид — Confluaria podicipina) и энклозоциста (типовой вид — Enclosaria furcifera). В итоге проведенных исследований подтверждается также самостоятельность семейств Oligorchidae (паразиты сухопутных птиц, первичные атмобионты), Aploparaksidae, Fimbriariidae (паразиты гидрофильных птиц, вторичные амфибионты).

Ключевые слова: цестоды, Echinocotyloidea, Confluariidae, Fuhrmanacanthidae, Hymenolepidoidea, Laricanthini, Anatinellini, Enclosaria, конфлуароциста, энклозоциста.

On the Taxonomy Structure of the Superfamily Echinocotyloidea (Cestoda, Cyclophyllidea). Spassky A. A. — We have renewed family Echinocotylidae Ariola, 1899 that belongs to the superfamily of the same name which includes families Confluariidae Spassky fam. n., Diorchidae, Diploposthidae, Fuhrmanacanthidae Spassky, fam. n., tribes Anatinellini, Laricanthini Spassky, trib. n. They are all secondary amphibionts whereas the representatives of the families Hymenolepididae and Oligorchidae are atmobionts. Possible taxonomic and ecological connections of family Echinocotylidae are analyzed. Family Confluariidae, fam. n. is marked out where genera *Confluaria*, *Colymbilepis*, *Enclosaria*, gen. n. are differentiated. Two new types of larvocysts are defined — confluarocyst (type species *Confluaria podicepina*) and enclosocyst (type species *Enclosaria furcifera*). The studies show that superfamily Echinocotyloidea includes family Oligorchidae — parasites of land birds, primary atmobionts, and Aploparaksidae, Echinocotylidae, Fimbriariidae — parasites of hydrophilic birds, secondary amphibionts.

Key words: cestodes, Echinocotyloidea, Confluariidae, Fuhrmanacanthidae, Hymenolepidoidea, Laricanthini, Anatinellini, Enclosaria, confluarocyst, enclosocyst.

После обособления надсемейства Hymenolepidoidea Perrier, 1897, объединившего цестод млекопитающих, старшими таксонами цестод пернатых в подотряде Hymenolepidata Skrjabin, 1940 стали семейства Fimbrifriidae Wolfhugel, 1898 и Echinocotylidae Ariola, 1899. В современных цестодологических сводках эти крупнейшие таксоны цепней птиц даже не упоминаются и оказались в числе nomina oblita. Необходимо их восстановить в системе отряда Cyclophyllidea и начать разработку внутренней структуры. Семейство Fimbriariidae, характеризующееся сетевидным строением репродуктивных органов, находится у вершины таксономической системы подотряда Hymenolepidata и представляет отдельное надсемейство Fimbriarioidea. Примитивные представители семейства Echinocotylidae Ariola, 1899, очевидно, обладали мешковидной маткой. Они появились раньше фимбриариид.

Из подотрядов циклофиллидных цестод наиболее давним, безусловно, является подотряд Nematotaeniata Spassky, 1958. За ним, видимо, следует подотряд Skrjabinochorata Spassky, 2002 — паразиты рептилий, приобретшие субглобальное распространение. У рецентных чешуйчатых гадов скрябинохориды широко представлены. Примитивные линстовииды подотряда Linstowiata Spassky, 2001, паразиты млекопитающих, вероятно, появились позднее скрябинохорат. Последние существовали в мезозое длительное время, а линстовииды в ходе эволюции, видимо, связаны с млекопитающими, начиная с Prototheria. У рецентных плацентарных и сумчатых маммалий, как и у птиц, они отсутствуют.

14 А. А. Спасский

Некоторые цестодологи к семейству Linstowiidae Fuhrmann, 1907 причисляют цестод плацентарных млекопитающих различных отрядов. Но у Placentalia широко представлены Linstowiata другой группы, описанной как подсемейство Mathevotaeniinae Akhumian, 1946, которую мы рассматривали в ранге самостоятельного семейства Mathevotaeniidae Akhumian, 1946, а малочисленные (дватри вида) настоящие линстовииды встречаются только у австралийских яйцекладущих однопроходных млекопитающих подкласса Prototheria.

Семейство Linstowiidae необосновано причисляют к семейству Anoplocephalidae Blanchard, 1891 в ранге подсемейства. Это противоестественная комбинация, поскольку линстовииды и аноплоцефалиды представляют разные подотряды цепней — линстовииды составляют эндемичное семейство подотряда Linstowiata Spassky, 2001, а аноплоцефалиды — типовое семейство подотряда Anoplocephalata Skrjabin, 1933.

В синоним семейства Anoplocephalidae Blanchard, 1891 зарубежные цестодологи неудачно зачисляют семейство Monieziidae Spassky, 1951, описанное первоначально как подсемейство. Это два самостоятельных таксона, четко различающихся морфологически и по характеру биоценотических связей. Семейство аноплоцефалид характерно для непарнокопытных млекопитающих подотряда Perissodactyla, а семейство Monieziidae — для жвачных парнокопытных — Artiodactyla. Они легко различаются по строению матки, которая у Monieziidae закладывается в виде многочисленных разрозненных островков эмбриональной ткани в зоне медуллярной паренхимы, а у аноплоцефалид — трубковидная или мешковидная. Кроме того, мониезии превосходят все другие роды и подсемейства цепней по широте географического распространения. Трудно назвать какой-либо обетованный участок суши, свободный от мониезиид, которые, при содействии человека, приобрели глобальное распространение, чему способствовало повсеместное наличие промежуточных хозяев — орибатоидных клещей. По широте ареала мониезииды вне конкуренции и вызывает удивление, что семейство Моnieziidae и даже его номинативное подсемейство в международных цестодологических руководствах не упоминаются. Этот пробел необходимо незамедлительно восполнить.

Семейство Echinocotylidae Ariola, 1899 введено в номенклатуру более столетия тому назад, но и сегодня ничего не известно о таксономическом составе этого семейства и соответствующего надсемейства, биологии, биоценологии, значении их представителей в народном хозяйстве и функционировании природных экосистем. Считаем необходимым рассматривать эту группу гименолепидат как надсемейство Echinocotyloidea Ariola, 1899.

В надсемейство эхинокотилоидей из семейства Hyminolepididae Perrier, 1897 переносим следующие таксоны надродового ранга:

Семейство Echinocotylidae Ariola, 1899, типовой род — *Echinocotyle* Blanchard, 1891. Семейство Diorchidae Mayhew, 1925, типовой род — *Diorchis* Clerc, 1903.

Семейство Diploposthidae Poche, 1926, типовой род — Diploposthe Jacobi, 1896.

В перечень надродовых таксонов надсемейства Echinocotyloidea вносим также:

Семейство Confluariidae Spassky, fam. n., типовой род — *Confluaria* Ablasov in Spasskaya, 1966.

Семейство Fuhrmanacanthidae Spassky, fam. n., типовой род — Fuhrmanacanthus Spassky, 1966.

Триба Laricantrini, trib. п., типовой род Laricanthus Spassky, 1962.

Эту трибу провизорно относим к семейству Echinocotylidae, ниже приводим ее диагноз.

#### Триба Laricantrini Spassky, trib. n.

Диагноз. Echinocotylidae довольно крупных и средних размеров. На сколексе четыре невооруженные присоски, сильно развитый хоботковый аппарат и хорошо выраженный рострум. Ростеллюм булавовидный, с короной из 10 стилетообразных крючьев с длинной рукояткой и коротким лезвием. Шейка имеется. Стробила плоская, краспедотная. Проглоттиды многочисленные, половозрелые, вытянуты поперечно или квадратные. Пучки внутреннего слоя продольной мускулатуры многочисленны. Экскреторных сосудов две пары, вентральные с поперечными анастомозами. Гермафродиты. Половые органы непарные. Половые отверстия маргинальные. Атриум невооруженный. Половые протоки дорсально от поральных сосудов. Три семенника в задней части членика. Семенные пузырьки

хорошо развиты, наружный покрыт слоем железистых клеток. Копулятивный аппарат сильно развит, копулятивная часть вагины мускулистая, толстостенная, отделена от семяприемника узким перехватом. Молодая матка в виде поперечной трубки дорсально от яичника, позднее становится мешковидной, лопастной. Яйца многочисленны, недозрелые, округлые.

Половозрелые у чаек (подотряд Lari) Голарктики и Африки. Типовой род — *Lari- canthus* Spassky, 1962, паразиты чаек разных видов, распространение субглобальное.

Триба Anatinellini Spassky, 1992, типовой род — *Anatinella* Spassky et Spasskaya, 1954.

В надсемействе эхинокотилоидей перечисленные таксоны надвидового ранга показаны впервые.

Генеалогические взаимоотношения перечисленных таксонов еще не подвергались изучению, но их обособленность от семейств Hymenolepididae Perrier, 1897 и Oligorchidae Mayhew, 1925 проявляется весьма отчетливо. Прежде всего она выражается в их принадлежности к различным биогеоценологическим категориям. Эхинокотилиды, равно как фимбриарииды и аплопараксиды, относятся к категории вторичных амфибионтов, личинки которых развиваются в организме беспозвоночных гидробионтов, а половозрелые особи обитают в кишечнике птиц — первичных атмобионтов. По характеру биогеоценологических связей эхинокотилиды обособлены от членов семейства Oligorchidae, которые инвазируют сухопутных птиц и входят в группу первичных атмобионтов. Правда, Oligorchis strangulatus Fuhrmann, 1906 — типовой вид, описан по материалу от бразильского дневного хищника отряда Ассірітев, его истинный дефинитивный хозяин и биогеоценологическая принадлежность остаются под вопросом. Но это не имеет принципиального значения, поскольку сухопутный образ жизни других членов семейства Oligorchidae не вызывает сомнений.

Сарішегіlерія — типовой род трибы Сарішегіlерідіпі Spassky, 1978, которую В. В. Корнюшин (Когпушьіп, 1995) вполне обоснованно повысил до уровня подсемейства, но оставил в пределах семейства гименолепидид. Среди членов семейства Нутепоlерідідае Реггіег, 1897, в нашем понимании, паразиты пернатых отсутствуют. Надо подчеркнуть, что эхинокотилиды инвазируют гидрофильных птиц, преимущественно гусиных, и относятся к биогеоценологической категории вторичных амфибионтов, а *Capiuterilepis, Passerilepis* и родственные им цепни воробьиных принадлежат к категории первичных атмобионтов и не могут оставаться в семействе Echinocotylidae и соответствующем надсемействе.

Можно предполагать, что основной ствол гименолепидоидных цепней был экологически связан с млекопитающими. Его прямые потомки — рецентные Hymenolepididae Perrier, 1897. В начале третичного периода или даже несколько ранее, в нарушение принципа филогенетического параллелизма паразитов и их дефинитивных хозяев, крупная ветвь перекинулась к птицам. Основной ствол гименолепидид микромаммалий и древние их потомки — паразиты птиц несомненно относились к категории первичных атмобионтов. Рецентные Hymenolepididae микромаммалий и ныне остаются (за редким исключением) первичными атмобионтами. Таковыми, вероятно, были и первые олигорхоидные цепни птиц. Но эта боковая ветвь, освоив новую обширную группу теплокровных класса Aves, разрослась и дивергировала. Ее наиболее крупные ответвления ныне составляют семейства Oligorchidae Mayhew, 1925, Fimbriariidae Wolffhugel, 1898, Echinocotylidae Ariola, 1899 и Aploparaksidae Mayhew, 1925. Олигорхиды первичные атмобионты, а представители трех других перечисленных семейств птичьих цестод — преимущественно вторичные амфибионты. Их ларвоцисты развиваются в организме гидрофильных беспозвоночных, главным образом ракообразных.

**16** А. А. Спасский

В состав надсемейства Echinocotyloidea, помимо перечисленных выше семейств, включаем еще два новых семейства: Confluariidae Spassky, fam. n. и Fuhrmanacanthidae Spassky, fam. n.

## Семейство CONFLUARIIDAE Spassky, fam. n.

Диагноз. Echinocotyloidea средних размеров. Сколекс несет четыре субсферические мускулистые присоски и хорошо развитый хоботковый аппарат с глубоким двустенным влагалищем и крупным хоботком мешковидного типа, вооруженным однорядной короной из 10 ростеллярных крючьев. Они состоят из хитиноидного крючка, напоминающего апропараксоидные, и массивного основания, растущего в постларвальный период за счет аппликации менее плотной субстанции. Стробила плоская, метамерная. Проглоттиды короткие, многочисленные, гермафродитные. Экскреторных сосудов две пары. В наружном слое продольной мускулатуры по четыре крупных пучка. Половой аппарат одинарный. Гонады в среднем поле. Половые отверстия маргинальны. Атриум невооруженный, простого строения. Половые протоки дорсально от поральных сосудов. Три семенника образуют поперечный ряд. Семенные пузырьки имеются, стилет и другие копулятивные приспособления отсутствуют. Женские гонады возле средней линии тела. Желточник позади трехлопастного яичника. Матка простого строения, не распадается. Яйцевые капсулы и парутеринные органы отсутствуют. Амфибионты. Половозрелые у водоплавающих птиц, облигатные паразиты поганок (*Podiceps* spp.) разных регионов. Ларвоцисты типа церкоцисты с очень длинным церкомером у водных беспозвоночных (Crustacea). Типовой род — Confluaria Ablasov in Spasskaya, 1966, облигатно паразитирует у поганок, факультативно — у уток (Anseriformes) и лысух (Ralliformes).

Конфлуариям свойственно явление постларвального роста ростеллярных крючьев, обнаруженное нами еще в 1938 г. у биутериноидного цепня *Triaenorhina rectangula* (Fuhrmann, 1908) Spassky et Schumilo, 1965 (syn. *Biuterina rectangula* Fuhrmann, 1908). По данным А. П. Максимовой (1981, 1989), ростеллярные крючья *Confluaria podicipina* (Szimanski, 1905) Spasskaya, 1966 продолжают расти в постларвальный период за счет аппликации нового материала другого химического состава и иных физических, в том числе и оптических, качеств. Поэтому крючья ларвоцисты и половозрелых особей сильно различаются по форме и размерам. Таким путем достигается усиление функции фиксации паразита к стенке кишечника хозяина, что можно расценивать как одно из направлений морфофункциональной эволюции цепней различных семейств и подотрядов.

Род Confluaria Ablasov in Spasskaya, 1966 принадлежит семейству Confluariidae подотряда Hymenolepidata Skrjabin, 1940, а род Triaenorhina Spassky et Schumilo, 1965 — семейству Biuterinidae Megitt, 1927 подотряда Taeniata Skrjabin et Schulz, 1937. Подобное явление характерно и для цепней семейства Gryporhynchidae Spassky et Spasskaya, 1973 из подотряда Taeniatata Skrjabin et Schulz, 1937. Сходство в строении и способе формирования крючьев грипоринхид, триенорин и конфлуарий, принадлежащих разным подотрядам цепней — Тaeniata и Hymenolepidata, может служить ярким примером параллелизма эволюции.

О. Фурманн (Fuhrmann, 1932) и его последователи хорошо различали виды и некоторые роды, но уже семейства и трибы находятся вне их компетенции. Достаточно напомнить, что основную массу цестод птиц составители международного определителя ленточных гельминтов позвоночных (Czaplinski, Vaucher, 1994 — автор раздела Б. Чаплинский) зачислили в семейство Hymenolepididae Perrier, 1897, хотя среди циклофиллидных цестод — облигатных паразитов птиц нет ни одного вида семейства гименолепидид и даже надсемейства Hymenolepidoidea. Наиболее распространенные у птиц семейства цепней — Aploparaksidae

Mayhew, 1925, Diorchidae Mayhew, 1925, Echinocotylidae Ariola, 1899, Choanotaeniidae, Mathevossian, 1953 и т. п. в современных руководствах отсутствуют.

Не лучше обстоит дело и в систематике и фаунистике цестод млекопитающих. Достаточно сказать, что такое общеизвестное семейство как Monieziidae Spassky, 1951, приобретшее глобальное распространение, в международных определителях и не упоминается, хотя по широте распространения по территории и охвату дефинитивных хозяев среди домашних и диких животных у него нет конкурентов.

Возникла настоятельная необходимость срочного издания серии научных руководств и популярных брошюр для ветеринарных и медицинских специалистов и широкого круга читателей. Но надо изжить формализм и субъективизм в систематике и таксономии паразитических животных, прежде всего циклофиллидных цестод, поскольку они повсеместно инвазируют диких и домашних птиц и млекопитающих, а также человека.

По типу строения продольной мускулатуры и матки семейство Confluariidae сближается с Echinocotylidae, но по всем прочим морфологическим и экологическим показателям занимает особое место в системе эхинокотилоидоидных цепней и вполне заслуживает признания в ранге семейства. Оно резко выделяется среди цестод этого надсемейства по характеру морфогенеза ларвоцисты и сколекса половозрелых особей, а также по таксономической принадлежности дефинитивных хозяев к отряду поганок Podicipediformes.

Морфология *Confluaria*, жизненный цикл и развитие в ларвальный и постларвальный периоды онтогенеза *Confluaria podicipina* обстоятельно изучены и описаны А. П. Максимовой (1981) и обобщены в ее монографии (Максимова, 1989). Рекомендуем ознакомиться с этими оригинальными работами, но принятая ею таксономия нуждается в следующих коррективах.

- 1. Эхинокотилоидные цепни птиц не могут оставаться в семействе Hymenolepididae, содержащем лишь гельминтов млекопитающих.
- 2. *Dimorphacanthus* Maksimova, 1998 синоним рода *Confluaria* Ablasov, 1953, что отмечалось в литературе ранее (Czaplinski, Vaucher, 1994).
- 3. Роды Wardium Mayhew, 1925 (паразиты чаек и куликов отряд Charadriiformes) и Decacanthus Yamaguti, 1959 (паразиты гусиных Anseriformes) вполне валидны. Они различаются морфологически и экологически, что было отмечено нами в предыдущих работах. А. П. Максимова (1989) и Б. Чаплинский (Czaplinski, Vaucher, 1994) их вновь объединяют, с чем трудно согласиться. Мы восстанавливаем самостоятельность обоих родов, которых легко распознать и по форме хоботковых крючьев, и по строению яичника (у Wardium он трехлопастный), и по таксономической принадлежности и экологии дефинитивных хозяев. Эта задача давно решена и нет необходимости к ней возвращаться.
- 4. Аналогичные проблемы и противоречия выявляются при обсуждении любой крупной таксономической единицы отряда Cyclophillidea. Причина в том, что некоторые цестодологи в таксономических построениях опираются на систему О. Фурмана (Fuhrmann, 1932) и его последователей, которая не отражает хода эволюции цепней и должна быть сдана в архив. Из нее могут быть использованы только названия отдельных таксонов, защищенные законом приоритета, но не их содержание. Вопрос о взаимоотношении Confluaria Ablasov, 1953 и Colymbilepis Spasskaya, 1966, по-видимому, решается в пользу признания валидности обоих родов. Достаточно обратить внимание на строение яичника: у Confluaria spasskii Ablasov, 1953 яичник дву- или трехлопастный, а у Colymbilepis multistriata многолопастный двукрылый. Однако решение этой задачи осложняется тем, что типовым видом Confluaria первоначально была названа Confluaria spasskii, описанная по материалу от нырковой утки Aythia fuligula, а А. П. Максимова (1989) ее заменила на Confluaria japonica (Yamaguti, 1935).

18 А. А. Спасский

Более важен вопрос о типах строения ларвоцисты этой группы цепней. А. П. Максимова (1981-1989) провела специальные исследования и детально описала развитие ларвоцисты Confluaria podicipina (Szymanski, 1905), специфического паразита поганок (*Podiceps* spp.) Голарктики. Ее исследования, в том числе экспериментальное заражение промежуточных хозяев, показали, что личинки этой цестоды имеют совершенно необычное строение, свойственное только этой конфлуарии. Их отличительные особенности — чрезвычайно длинный церкомер, в тысячу и более раз превышающий длину тела личинки, и очень крупный многослойный передний участок, окружающий тело церкоцисты. В его структуре А. П. Максимова (1981, 1989) различает 6 слоев различного строения и клеточного состава. Но это — ценогенетические новообразования. Все они отбрасываются при переходе цестоды на следующий этап развития — на этап стробилогенеза в пищеварительном тракте второго дефинитивного хозяина — Podiceps spp. (в первом дефинитивном протекал эмбриогенез в матке материнской стробилы). Такого строения ларвоцисту мы предлагаем называть конфлуароцистой (типовой вид — Confluaria podicipina (Szimanski, 1905).

У другого вида конфлуариид — Confluaria furcifera (Krabbe, 1869) Spasskaya, 1966 ларвоциста совершенно иного, более простого строения. Внешне она выглядит как обычная церкоциста с инвагинированным сколексом и свободным червеобразным церкомером, несущим эмбриональные крючья. Но, в отличие от церкоцисты фимбриариид или апоплоцефалид, она вместе с церкомером заключена в общую просторную прозрачную оболочку. Такую ларвоцисту называем энклозоцистой (enclosocysta). Эти два вида конфлуариид на стадии ларвоцисты столь резко различаются морфологически и биологически, что не могут оставаться в рамках одного рода Confluaria. Поэтому второй из них выделяем в самостоятельный род.

# Род Enclosaria Spassky, gen. n.

Диагноз. Confluariidae средних размеров. Сколекс несет четыре невооруженные мускулистые присоски и хоботковый аппарат сложного строения, расположенный на коническом роструме, выступающем впереди присосок. Ростеллюм конический или булавовидный, вооружен простой короной из 10 мелких крючьев подиципиноидного типа, состоящих из хитиноидного крючка, напоминающего аплопараксоидный, и более массивного основания из другой, менее плотной субстанции, нарастающей в постларвальный период онтогенеза цестоды. Поэтому общие размеры крючьев увеличиваются с возрастом паразита, и при идентификации вида надо сопоставлять форму и размеры хитиноидного крючка. Несегментированная шейка имеется. Стробила плоская, краспедотная. Проглоттиды короткие, многочисленные, с коротким парусом. Во внутреннем слое продольной мускулатуры по четыре крупных пучка с каждой стороны. Продольных экскреторных сосудов две пары, вентральные с поперечными анастомозами. Половой атриум невооруженный, простого строения. Половые протоки дорсально от поральных сосудов. Гонады в среднем поле членика. Три семенника в один ряд. Бурса цирруса почти достигает или пересекает поральные сосуды. Циррус шиповатый. Компактный желточник позади трехлопастного (обычно) яичника. Копулятивная часть вагины хитинизирована. Семяприемник возле поральных сосудов. Матка мешковидная, не распадается. Яйца овальные, без филаментов.

Половозрелые у различных поганок (Podicepididae). Промежуточные хозяева ракообразные (Cladocera). Типовой вид — *Enclosaria furcifera* (Krabbe, 1869) comb. n., syn. — *Taenia furcifera* Krabbe, 1869; Hymenolepis *furcifera* Skrjabin et Mathevossian, 1945; *Confluaria furcifera* Spasskaya, 1966; *Dimorphacanthus furcifera* (Krabbe, 1869) Maksimova, 1989, у поганок обоих полушарий планеты.

Таким образом, в семействе Confluariidae Spassky, fam. n. выявляются следующие роды: *Confluaria* Ablasov in Spasskaya, 1966; *Colymbilepis* Spasskaya, 1966; *Enclosaria* Spassky, gen. n.

В дополнение выделяем еще одно самостоятельное семейство гименолепидоидных цепней, которое провизорно относится к надсемейству Echinocotyloidea.

### Семейство FUHRMANACANTHIDAE Spassky, fam. n.

Диагноз. Цепни средних размеров. Сколекс с четырьмя невооруженными присосками и хорошо развитым хоботковым аппаратом, на мешковидном хоботке — однорядная корона многочисленных (16) диорхидных стилетообразных крючьев. Проглоттиды краспедотны. Пучки внутренного слоя продольной мускулатуры многочисленны. Вентральные экскреторные сосуды с поперечными анастомозами. Гонады в среднем поле проглоттид. Половой атриум маргинальный невооруженный. Половые протоки дорсальнее поральных сосудов, не пересекают среднюю линию тела. Вагина трубковидная, дистальный конец присоскообразно расширен. Семенники многочисленны (около дюжины), располагаются позади по сторонам от субмедианных женских гонад. Бурса цирруса узкая, с тонкой мышечной стенкой. Вагина трубковидная, с крупным семяприемником возле средней линии тела, довольно компактный желточник позади протока, соединяющего две овальные латеральные доли яичника. Матка мешковидная, занимает пространство между продольными сосудами. Онкосферы и яйца овальные, без филаментов. У водоплавающих птиц Anseriformes Южной Америки. Типовой род — Fuhrmanacanthus Spassky, 1966. Типовой вид — Fuhrmanacanthus propeteres (Fuhrmann, 1907) Spassky, 1966 от уток Бразилии.

Вместе с другими родами цепней семейства Echinocotylidae Ariola, 1899, известный гельминтолог Б. Чаплинский (in Czaplinski, Vaucher, 1994) помещает род *Fuhrmanacanthus* в подсемейство Hymenolepidinae, которое содержит только паразитов млекопитающих. Всех паразитов пернатых исключаем из семейства гименолепидид и переводим в надсемейсво Echinocotyloidea Ariola, 1899, а род *Fuhrmanacanthus* выделяем в самостоятельное семейство Fuhrmanacanthidae fam. п. Типовой род — *Fuhrmanacanthus* Spassky, 1966. От семейства Echinocotylidae Ariola, 1899 оно четко отличается морфологически многочисленными семенниками и хоботковыми крючьями.

В итоге исследований вновь подтверждается самостоятельность семейств Echinocotylidae Ariola, 1899, Fimbriariidae Wolffhungel, 1898, Aploparaksidae Mayhew, 1925, Oligorchidae Mayhew, 1925. Каждое из них имеет сложную таксономическую инфраструктуру. Представители семейства Oligorchidae — первичные атмобионты. Прочие перечисленные паразиты птиц, почти все — вторичные амфибионты. Первые два семейства возглавляют соответствующие надсемейства, таксономический статус аплопараксид и олигорхид требует дополнительного изучения.

*Максимова А. П.* Морфология и цикл развития цестоды Confluaria podicipina (Cestoda: Hymenolepididae) // Паразитология. — 1981. — 15, № 4. — С. 325—331.

*Максимова А. П.* Цестоды — гименолепидиды водных птиц Казахстана. — Алма-Ата, 1989. — 224 с. *Спасская Л. П.* Цестоды птиц СССР. Гименолепидиды. — М. : Наука, 1966. — 698 с.

Czaplinski B., Vaucher. Family Hymenolepididae Railliet et Henry, 1899 // Keys to the Cestode Parasites of Vertebrates / Eds L. F. Khalil, A. Jones, R. A. Bray. — Wallingford: CAB International, 1994. — P. 595—663.

Fuhrmann O. Les tenias des oiseaux // Memoires de l'Universitete de Neuchatee. — 1932. — 8. — 381 p. Kornyushin V. V. Hymenolepidids of terrestrial birds: their place in the system of Hymenolepidid tapeworms and taxonomic structure of the group. Seventh international Helminthological symposium, September 19–22, 1995. — Kosice, Slovac Republic, 1995. — P. 45.